

引用格式: 叶丽云, 冯海莺, 吴小平. 丝氨酸与丙氨酸对秀珍菇菌种退化与复壮的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2025, 42(X): 1-8. YE Liyun, FENG Haiying, WU Xiaoping. Effect of serine and alanine on degeneration and rejuvenation of *Pleurotus pulmonarius* spawn[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2025, 42(X): 1-8.

丝氨酸与丙氨酸对秀珍菇菌种退化与复壮的影响

叶丽云¹, 冯海莺², 吴小平²

(1. 浙江农林大学 园艺科学学院, 浙江 杭州 311300; 2. 福建农林大学 生命科学学院, 福建 福州 350002)

摘要: 【目的】探究丝氨酸 (Ser) 和丙氨酸 (Ala) 对秀珍菇 *Pleurotus pulmonarius* 菌种退化及复壮的影响, 为解决菌种稳定性差、易退化的产业瓶颈提供理论依据。【方法】以秀珍菇菌株 JX-2 为材料, 通过马铃薯葡萄糖琼脂 (PDA) 培养基连续继代培养 10 代建立退化模型, 设置添加 Ser 或 Ala 实验组进行对比培养。系统测定菌丝生长速度、生物量及粗多糖、总蛋白等生化指标, 分析超氧阴离子产生速率、过氧化氢质量摩尔浓度及抗氧化酶活性变化, 并评估不同培养基 (PDA、Ser-PDA、Ala-PDA) 中尖端纯化技术的复壮效果。【结果】连续继代培养导致秀珍菇种性发生退化, 第 10 代菌丝生长速度和生物量分别下降 15.45% 和 28.67%。添加 Ser 或 Ala 可有效延缓退化, 维持菌丝活力。尖端纯化显著改善退化菌丝性状: PDA 组菌丝生物量提升 17.17%, 粗多糖和总蛋白增加 30.66%、30.50%, 抗氧化指标改善显著, 过氧化物酶 (POD) 活性提高 84.20%, 超氧化物歧化酶 (SOD) 活性提高 20.07%; Ser-PDA 组复壮效果更优, 生物量提升 57.77%, SOD 活性提高 63.70%; Ala-PDA 组则使总蛋白增加 32.01%。【结论】继代培养是导致秀珍菇菌种退化的重要诱因, 培养基中添加 2 g·L⁻¹ Ser 或 Ala 可显著延缓退化进程。尖端纯化技术结合氨基酸强化培养基能协同提升菌种复壮效率, 其中 Ser-PDA 培养基在增强抗氧化能力方面效果突出, Ala-PDA 培养基对蛋白质合成促进作用显著。图 5 参 33

关键词: 继代培养; 尖端纯化; 营养成分; 活性氧 (ROS); 抗氧化酶

中图分类号: S646 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2025)00-0001-08

Effect of serine and alanine on degeneration and rejuvenation of *Pleurotus pulmonarius* spawn

YE Liyun¹, FENG Haiying², WU Xiaoping²

(1. College of Horticulture Science, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China; 2. College of Life Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian, China)

Abstract: [Objective] This study aimed to investigate the effects of serine (Ser) and alanine (Ala) on strain degeneration and rejuvenation in *Pleurotus pulmonarius*, providing theoretical insights for mitigating the industrial bottleneck of strain stability and degeneration. [Method] Using the *P. pulmonarius* strain JX-2, a degeneration model was established through ten successive subcultures on potato dextrose agar (PDA) medium. Comparative cultivation experiments were performed with Ser- or Ala-supplemented media. Mycelial growth rate, biomass, and biochemical parameters (crude polysaccharides, total protein content) were systematically quantified. Changes in superoxide anion production rate, hydrogen peroxide (H₂O₂) content, and antioxidant enzyme activities were analyzed. The rejuvenation efficacy of hyphal tip purification was evaluated across different media (PDA, Ser-PDA, Ala-PDA). [Result] Continuous subculturing induced strain degeneration. The 10th-generation strain exhibited a 15.45% reduction in growth rate and 28.67% biomass decrease compared

收稿日期: 2025-03-20; 修回日期: 2025-05-12

基金项目: 福建农林大学科技创新专享基金 (KFB23085A); 福建省科技重大专项 (2022NZ029015)

作者简介: 叶丽云 (ORCID: 0000-0001-9142-9627), 从事食用菌遗传育种研究。E-mail: zhnyly@126.com。通信作者: 吴小平 (ORCID: 0000-0002-5229-0594), 教授, 博士, 从事食用菌育种与活性成分研究。E-mail: fjwpx@126.com

to initial generations. Ser or Ala supplementation effectively delayed degeneration and maintained mycelial vitality. Hyphal tip purification significantly reversed degenerative traits. In PDA medium, this method increased biomass by 17.17%, elevated crude polysaccharides and total protein content by 30.66% and 30.50%, respectively, and enhanced antioxidant capacity [peroxidase (POD) activity +84.20%; superoxide dismutase (SOD) activity +20.07%]. Ser-PDA medium demonstrated superior rejuvenation effects, achieving 57.77% biomass increase and 63.70% SOD activity enhancement. Ala-PDA medium specifically boosted total protein content by 32.01%. [Conclusion] Subculturing frequency critically drives *P. pulmonarius* strain degeneration. Media supplementation with $2\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ Ser or Ala substantially mitigates this process. Hyphal tip purification synergized with amino acid-enriched media achieves targeted rejuvenation efficiency: Ser-PDA preferentially enhances antioxidant defenses, while Ala-PDA specifically promotes protein biosynthesis. [Ch, 5 fig. 33 ref.]

Key words: subculturing; hyphal tip purification; nutritional components; reactive oxygen species (ROS); antioxidant enzymes

秀珍菇 *Pleurotus pulmonarius* 学名为肺形侧耳, 又名小平菇、袖珍菇、姬平菇, 隶属真菌界 Mycota 担子菌门 Basidiomycota 伞菌亚纲 Agaricomycetidae 伞菌目 Agaricales 侧耳科 Pleurotaceae 侧耳属 *Pleurotus*。秀珍菇富含人体必需的氨基酸、蛋白质、多糖、微量元素等多种生理活性物质^[1], 具有免疫调节^[2]、抗肿瘤^[3]、抗氧化^[4]、降血糖血脂^[5]等功效。在工厂栽培时, 多次扩大培养易导致秀珍菇菌种退化, 降低其子实体的产量和质量, 致使其生物学效率和经济效益大幅下降。已经发生退化的菌种, 必须经过复壮后才能投入生产, 通常利用组织分离、尖端分离、原生质体再生等技术实现菌种复壮^[6-8]。

氨基酸是含有碱性氨基和酸性羧基的有机化合物, 参与机体物质合成、分解代谢和能量平衡等生命活动过程。氨基酸可作为有机氮源促进食用菌的生长, 也可作为功能性物质调节机体生命活动^[9]。马元伟等^[10]研究发现: 在培养基中添加一定浓度的组氨酸和赖氨酸, 能够延缓或恢复丝状真菌的退化。孔梓璇等^[11]通过外源添加丝氨酸, 有效复壮了草菇 *Volvariella volvacea* 退化菌种的菌丝特性。常婷婷等^[12]筛选出丙氨酸 (Ala)、天冬酰胺 (Asn) 和丝氨酸 (Ser) 复配氨基酸培养基, 可有效促进香菇 *Lentinus edodes* 菌丝生长。然而, 氨基酸在秀珍菇的退化和复壮中的作用未见相关报道。基于氨基酸在微生物代谢与抗逆性中的重要作用, 外源添加特定氨基酸可能延缓菌种退化或增强复壮效果。本研究通过比较生理特性、营养代谢及氧化应激水平等关键指标, 探究氨基酸对秀珍菇菌种复壮的影响, 旨在寻找能够延缓秀珍菇菌种退化或提高复壮效果的方法, 为拓展食用菌菌种维护技术提供理论依据与实践参考。

1 材料与方法

1.1 菌株

秀珍菇菌株 JX-2 由福建农林大学菌物研究中心提供。JX-2 菌株在 90 mm 平板上 25 °C 培养, 满板后转至新的 90 mm 平板进行第 2 代培养, 以此类推, 连续培养至 10 代获得 JX-2 第 10 代菌株 (JX-2-10th)。在显微镜下挑取退化菌株 JX-2-10th 菌丝尖端至新的培养基中得到 JX-2 第 10 代复壮菌株 (JX-2-10th-TP)。

1.2 培养基

对照组为马铃薯葡萄糖琼脂培养基 (PDA, ck), 处理组培养基为 Ser-PDA、Ala-PDA, 参考陈长兰等^[13]的方法, Ser 与 Ala 添加量为 $2\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 。

1.3 菌丝生长速度与生物量测定

菌丝生长速度的测定参考安学明等^[14]的方法。将待测菌株活化后用直径 8 mm 打孔器打孔, 接种至 90 mm 平板, 在黑暗中 25 °C 培养并观察菌落形态, 同时记录菌丝的萌发时间, 通过十字划线法测量菌丝生长速度。用打孔器取 8 个直径 8 mm 菌块接入三角瓶中, 放入摇床, 25 °C、120 $\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$ 培养 7 d, 倒掉瓶中液体, 用滤纸吸干菌丝上的水分, 置于平板放入烘箱 60 °C 烘干 2 d, 得到菌体干质量, 计算菌体生物量。

1.4 菌丝主要营养成分测定

菌丝粗多糖的提取采用热水浸提法^[15]，测定采用苯酚-硫酸法。菌丝总蛋白采用总蛋白检测试剂盒(南京建成生物工程研究所，南京)，按照说明书测定。

1.5 氧化应激指标测定

氧化应激指标包括超氧阴离子产生速率、过氧化氢 (H_2O_2) 质量摩尔浓度、过氧化物酶 (POD) 活性、超氧化物歧化酶 (SOD) 活性和过氧化氢酶 (CAT) 活性。超氧阴离子产生速率采用羟胺反应法测定^[16]，过氧化氢测定参考刘欣芊等^[17]的方法，过氧化物酶活性测定参考王杰等^[18]的方法，超氧化物歧化酶活性的测定采用 SOD 活性检测试剂盒(购于北京索莱宝科技有限公司，货号 BC0175；酶活性单位定义：在 25 ℃ 下，在黄嘌呤氧化酶偶联反应体系中抑制率为 50% 时，反应体系中的 SOD 酶活力定义为 1 个酶活力单位)，过氧化氢酶活性测定参考邹优花等^[19]的方法。

1.6 数据处理

数据分析采用 Excel 和 SPSS；每个处理 3 个重复，结果以平均值±标准差表示。

2 结果与分析

2.1 Ser、Ala 对秀珍菇继代培养菌丝退化的影响

将菌株 JX-2 分别在 PDA(ck)、Ser-PDA、Ala-PDA 中继代培养 10 代，获得多次传代菌株 JX-2-10th，比对 JX-2 与 JX-2-10th 的生长速度、生物量，结果如图 1 所示。在 PDA 中继代培养 10 代菌株后，菌丝生长速度、生物量显著下降 ($P < 0.05$)，分别降低了 15.45%、28.67%。在添加 Ser、Ala 的培养基中进行继代培养的 JX-2-10th 菌株的菌丝生长速度和生物量较 JX-2 虽有所降低，但优于 ck，菌丝生长速度分别提高 7.14%、4.76%，生物量提高 37.50%、22.50%，均达到差异显著水平 ($P < 0.05$)。上述结果表明多次传代后秀珍菇菌株的菌丝体生理指标出现退化特征，但 Ser、Ala 的添加，能够一定程度上减缓菌株传代过程中的退化现象。

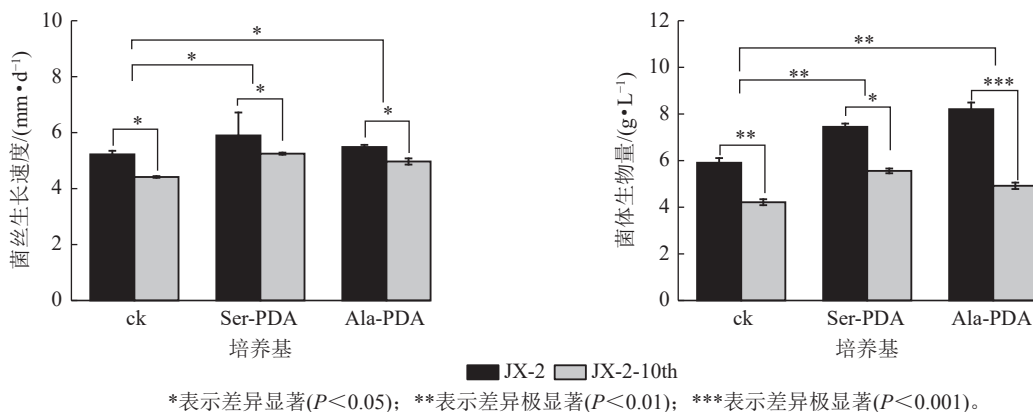


图 1 Ser 或 Ala 对秀珍菇继代培养菌丝生长速度与生物量的影响

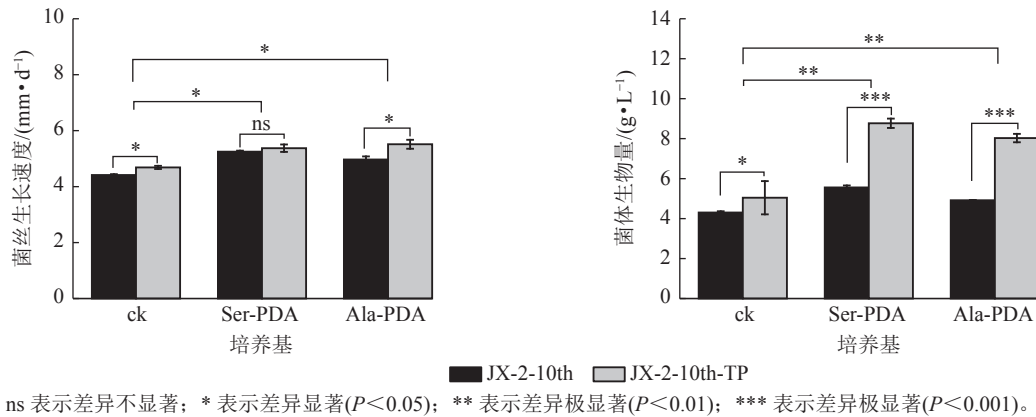
Figure 1 Effects of Ser and Ala on mycelial growth rate and biomass of *P. pulmonarius* during subculturing

2.2 Ser、Ala 对尖端纯化复壮菌株菌丝生长的影响

对 JX-2-10th 进行尖端纯化获得复壮菌株 JX-2-10th-TP。由图 2 可知：在 PDA 培养基 (ck) 中纯化菌株菌丝的生长速度及生物量分别提高了 6.12%、17.17%；在 Ser+PDA 培养基中菌丝生物量较纯化前提高了 57.77% ($P < 0.01$)；在 Ala-PDA 培养基中纯化菌株菌丝生长速度及生物量较 JX-2-10th 均显著提高 ($P < 0.05$)，分别提高了 10.98%、63.26%。在 Ser-PDA 和 Ala-PDA 培养基中，菌丝生长速度分别是 ck 的 1.18、1.23 倍，生物量是 ck 的 1.69、1.57 倍。由此可见，尖端纯化能够在一定程度上恢复退化菌株菌丝生长速度和生物量，添加 Ser 或 Ala 的培养基恢复效果优于 ck，且在 Ala-PDA 培养基中效果最佳。

2.3 Ser、Ala 对秀珍菇复壮菌株菌丝主要营养成分的影响

如图 3 所示：在 PDA 培养基 (ck) 中，复壮后菌株 JX-2-10th-TP 菌丝粗多糖质量分数比复壮前菌株 JX-2-10th 提高 30.66% ($P < 0.05$)；在 Ser+PDA 培养基中，JX-2-10th-TP 菌丝的粗多糖质量分数较复壮前



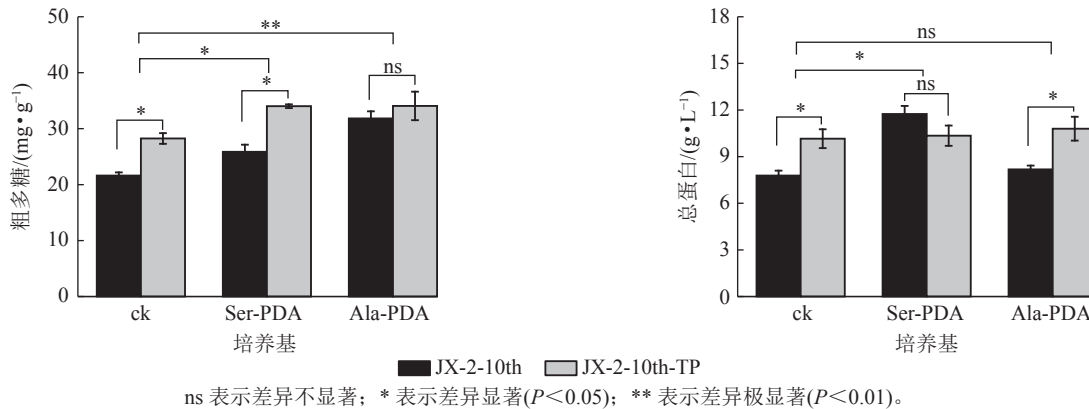
ns 表示差异不显著; * 表示差异显著($P<0.05$); ** 表示差异极显著($P<0.01$); *** 表示差异极显著($P<0.001$)。

图2 Ser或Ala对尖端纯化菌丝生长速度及生物量的影响

Figure 2 Effects of Ser or Ala on growth rate and biomass of mycelia after tip-purified

提高 31.52% ($P<0.05$); 在 Ala+PDA 培养基中, 复壮后菌丝的粗多糖质量分数虽然有所提升, 但未达到显著水平。表明尖端纯化有助于改善退化秀珍菇菌株粗多糖质量分数降低的现象, 且 Ser 能够促进尖端纯化效果, 有效提高秀珍菇菌株中粗多糖。

如图 3 所示: JX-2-10th-TP 在 PDA 培养的菌丝总蛋白质量浓度是 JX-2-10th 的 1.31 倍 ($P<0.05$); 在 Ala-PDA 培养基中, JX-2-10th-TP 的总蛋白质量浓度是复壮前的 1.32 倍 ($P<0.05$)。Ser-PDA 培养基中 JX-2-10th-TP 总蛋白质量浓度略低于纯化前菌株, 但未达到显著水平。说明尖端纯化可能恢复退化秀珍菇菌株总蛋白质量浓度, 添加 Ala 后纯化效果更明显。



ns 表示差异不显著; * 表示差异显著($P<0.05$); ** 表示差异极显著($P<0.01$)。

图3 Ser或Ala对尖端纯化菌丝体粗多糖质量分数、总蛋白质量浓度的影响

Figure 3 Effects of Ser or Ala on crude polysaccharide and total protein contents of mycelia after tip-purified

2.4 Ser、Ala 对秀珍菇复壮菌株活性氧 (ROS) 的影响

如图 4 所示: 在 PDA 培养基 (ck) 中, JX-2-10th-TP 的菌丝的超氧阴离子产生速率降低了 9.90%, 显著低于纯化前 ($P<0.05$)。菌丝的 H_2O_2 质量摩尔浓度较 JX-2-10th 降低了 6.51%; 在 Ser-PDA 或 Ala-PDA 培养基中 JX-2-10th-TP 菌丝的超氧阴离子产生速率较 JX-2-10th 均显著降低 ($P<0.05$), 分别降低 18.26%、15.80%。 H_2O_2 质量摩尔浓度较 JX-2-10th 分别降低 7.56%、14.89%。说明尖端纯化能够有效改善退化秀珍菇菌株中超氧阴离子和 H_2O_2 的积累, 且 Ser、Ala 处理后效果更佳。

2.5 Ser、Ala 对秀珍菇复壮菌株抗氧化酶活性的影响

如图 5 所示: POD 通过催化机体内过氧化氢发生氧化还原反应, 清除体内 H_2O_2 。JX-2-10th-TP 在 PDA (ck)、Ser-PDA 和 Ala-PDA 中培养的菌丝的 POD 活性均显著提高 ($P<0.05$), 分别比纯化前提高了 84.20%、78.09%、29.41%。SOD 主要通过催化超氧阴离子发生歧化反应, 清除机体内积累的超氧阴离子。JX-2-10th-TP 在 ck 的菌丝 SOD 活性较 JX-2-10th 提高了 20.07%, 在 PDA+Ser 和 PDA+Ala 的培养基中, JX-2-10th-TP 的 SOD 活性均显著提高 ($P<0.05$), 分别提高了 63.70%、15.41%。CAT 是主要承担机体内过氧化氢的分解, 抑制过氧化氢堆积。JX-2-10th-TP 在 ck 中培养的菌丝的 CAT 活性较 JX-2-

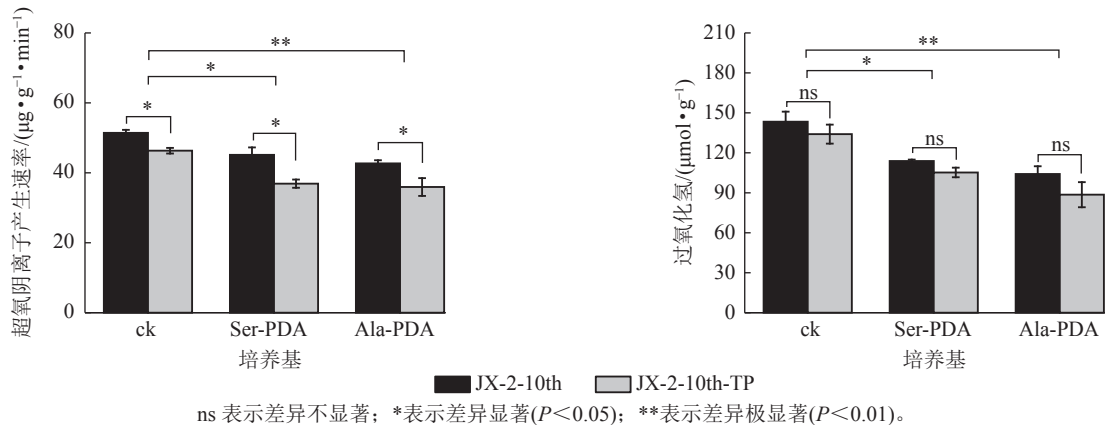
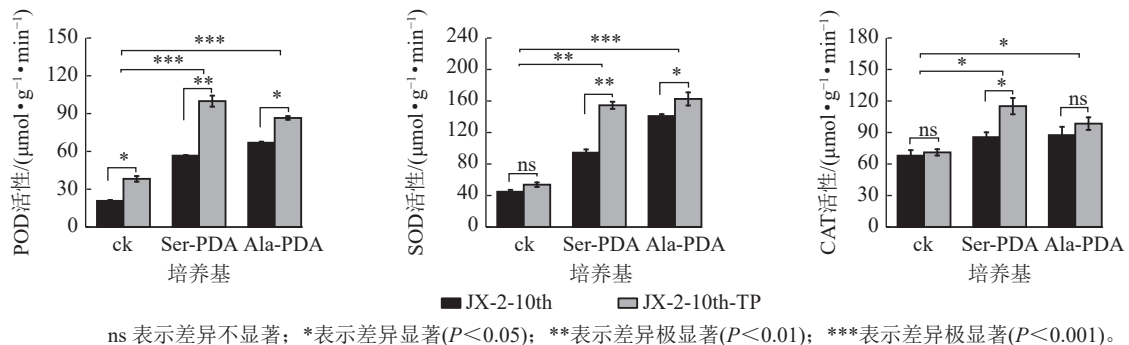


图 4 Ser 或 Ala 对尖端纯化菌丝体超氧阴离子产生速率、H₂O₂ 质量摩尔浓度的影响

Figure 4 Effects of Ser or Ala on superoxide anion generation rate and hydrogen peroxide content of mycelia after tip-purified

10th 有所提高；在 Ser-PDA 培养基中，JX-2-10th-TP 的 SOD 活性显著提高 ($P < 0.05$)，比 JX-2-10th 提高 34.56%；而在 Ala-PDA 培养基中，JX-2-10th-TP 的 SOD 活性较 JX-2-10th 提高了 12.56%，但未达显著差异。由上可知，尖端纯化能有效恢复退化秀珍菇菌株的抗氧化酶 POD、SOD 和 CAT 活性，且在 Ser-PDA 或 Ala-PDA 培养基中恢复效果更佳。



ns 表示差异不显著；*表示差异显著 ($P < 0.05$)；**表示差异极显著 ($P < 0.01$)；***表示差异极显著 ($P < 0.001$)。

图 5 Ser 或 Ala 对尖端纯化菌丝抗氧化酶活性的影响

Figure 5 Effects of Ser or Ala on antioxidant enzyme activity of mycelia after tip-purified

3 讨论

菌种质量在很大程度上决定了食用菌产量和品质。在工厂栽培时，退化菌种表现出菌丝稀疏、生长速率降低、子实体产量下降、优良性状丢失等现象^[20-21]，严重影响食用菌的经济效益。本研究发现：秀珍菇菌株 JX-2 连续传代过程中，随传代次数增加，菌丝生长速度减缓，证明多次的继代培养会引起秀珍菇种性的退化。退化菌种不可直接用于生产，改良培养基配方或外源物质的添加，可以在一定程度上延缓菌种退化或恢复已退化性状。许修宏等^[22]发现：在液体培养基中添加磷酸二氢钾、维生素 B₁(VB₁)、硫酸镁等外源物质可有效缓解黑木耳 *Auricularia auricula* 菌丝老化现象；王静等^[23]发现：外源添加硫酸锰可恢复草菇退化菌种的菌丝生长速率和 ROS 清除能力；张凡红等^[24]发现：外源丝氨酸可恢复草菇退化菌株的出菇能力，同时提高生长性状与营养物质含量。本研究通过前期预实验选择对退化秀珍菇菌株生理性状恢复效果最显著的 Ser、Ala 作为外源添加物质，发现多次传代后菌株退化特征有所缓解，菌丝生长速度、生物量较对照均显著提高，且 Ser 的提高效果更明显，证明 Ser、Ala 的添加可以延缓秀珍菇菌株生理性状的退化。此外也发现尖端纯化能够有效恢复退化秀珍菇菌株的生理指标，且在培养基中添加 Ser、Ala 后秀珍菇复壮菌株的生长速度及生物量的恢复效果更佳，纯化效果更明显。

食用菌中含有丰富的营养物质，菌种退化在一定程度上影响其营养物质含量^[25]。多糖、蛋白是秀珍菇主要营养成分，秀珍菇菌丝体多糖对酒精性肝损伤有预防和保护效果^[26]；食用菌菌丝体蛋白质含量可与肉类媲美，且菌类蛋白在生产速度与经济效益上更具优势^[27]。本研究表明：尖端纯化能够恢复秀珍菇

菌株粗多糖及总蛋白含量,且在 Ser-PDA 培养基中,尖端纯化菌丝的粗多糖含量恢复效果更佳。Ser 可以作为糖代谢途径中的中间产物或调节因子发挥作用。Ser 可能参与磷酸戊糖途径,为多糖合成提供了重要的前体物质,如核糖-5-磷酸等^[28]。这些前体物质进一步转化为合成多糖所需的单糖,从而促进粗多糖的合成。在 Ala-PDA 培养基中,尖端纯化菌丝的总蛋白含量恢复效果更佳。Ala 是组成蛋白质的基本氨基酸之一,直接参与蛋白质的生物合成过程。培养基中添加 Ala 为蛋白质合成提供了充足的原料,有利于提高蛋白质含量。此外,Ala 在细胞代谢中还可以调节代谢流,为蛋白质合成提供有利的代谢环境。Ala 可以通过参与转氨基作用,将氨基转移给其他酮酸,生成新的氨基酸,从而维持细胞内氨基酸的平衡,保证各种氨基酸都能充足供应,以满足蛋白质合成的需要。同时,Ala 代谢产生的能量和中间产物也可为蛋白质合成过程提供能量和物质支持。

ROS 堆积是造成菌种退化的关键因素之一,随菌种退化程度增加,ROS 在菌体内积累量上升,对菌株造成生理性毒害,致使菌种发生退化,优良性状丢失。LI 等^[29]发现在丝状真菌中,菌种多次继代培养后线粒体中 ROS 积累,造成氧化损伤是菌种退化的重要原因之一。抗氧化酶是 ROS 清除系统的重要部分,当 ROS 含量打破机体动态平衡时,抗氧化酶活性提高,清除体内积累的 ROS,同时催化有毒物质分解,降低机体受到的氧化损伤^[30]。本研究发现:尖端纯化后,有效提高菌株的 SOD、POD 和 CAT 活性,ROS 含量明显下降;且在 Ser-PDA 培养基中纯化效果更为明显。Ser 和 Ala 自身具有一定的氧化还原性,可以直接或间接参与细胞内的氧化还原反应。Ser 的羟基和 Ala 的氨基等基团可以与 ROS 等自由基发生反应,将其转化为相对稳定的物质,从而减轻氧化应激对细胞的损伤。同时,它们的代谢产物也可能参与到细胞内的抗氧化防御网络中,间接提高抗氧化酶的活性^[31-33]。由此推断,2 种氨基酸的添加提供机体抗氧化性,提高 ROS 清除系统的清除效率,维持体内 ROS 处于低水平、动态平衡状态。

4 结论

本研究证实连续多次的继代培养会引起秀珍菇种性的退化,菌株 JX-2 连续继代培养至第 10 代时,与初代菌株相比,其菌丝生长速度显著下降 15.45%,生物量降低 28.67%。Ser、Ala 能够一定程度延缓菌种退化,在添加 $2\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ Ser 或 Ala 的培养基中继代培养的菌株,相比于对照,菌丝生长速度分别提高 7.14%、4.76%,生物量提高 37.50%、22.50%。此外,本研究证实尖端纯化能够恢复退化菌株生理指标。在 PDA 培养基中进行尖端纯化后,菌丝生物量提升 17.17%,粗多糖和总蛋白含量分别增加 30.66%、30.50%,抗氧化指标也得到显著改善,其中 POD 活性提高 84.20%,SOD 活性提升 20.07%。在 Ser-PDA 培养基中,复壮效果更为突出,生物量提升幅度高达 57.77%,SOD 活性提高 63.70%;而在 Ala-PDA 培养基中,总蛋白含量增加 32.01%。本研究可为后续解决秀珍菇菌种稳定性差、易退化的问题提供参考。

5 参考文献

- [1] WANG Qiao, MENG Li, WANG Xiangfeng, *et al.* The yield, nutritional value, umami components and mineral contents of the first-flush and second-flush *Pleurotus pulmonarius* mushrooms grown on three forestry wastes[J/OL]. *Food Chemistry*, 2022, **397**: 133714[2025-03-15]. DOI: [10.1016/j.foodchem.2022.133714](https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2022.133714).
- [2] SHARIKA R, MONGKOLPOBSIN K, RANGSINTH P, *et al.* Experimental models in unraveling the biological mechanisms of mushroom-derived bioactives against aging- and lifestyle-related diseases: a review[J/OL]. *Nutrients*, 2024, **16**(16): 2682[2025-03-15]. DOI: [10.3390/nu16162682](https://doi.org/10.3390/nu16162682).
- [3] CHEN Jing, PENG Yong, ZHUANG Bingbo, *et al.* *Pleurotus pulmonarius* polysaccharides inhibit glioma growth through the Hippo signaling pathway and regulate the structure of gut microbiota[J/OL]. *Food Bioscience*, 2024, **59**: 104214[2025-03-15]. DOI: [10.1016/j.fbio.2024.104214](https://doi.org/10.1016/j.fbio.2024.104214).
- [4] AKYÜZ M, İNCİ Ş, KIRBAĞ S. Evaluation of antimicrobial, antioxidant, cytotoxic and DNA protective effects of oyster mushroom: *Pleurotus pulmonarius* (Fr.) quel [J]. *Arabian Journal for Science and Engineering*, 2023, **48**(6): 7273–7283.
- [5] SUN Yujun, HE Huaqi, WANG Qian, *et al.* A review of development and utilization for edible fungal polysaccharides:

- extraction, chemical characteristics, and bioactivities[J/OL]. *Polymers*, 2022, **14**(20): 4454[2025-03-15]. DOI: 10.3390/polym14204454.
- [6] 王巧莉, 孔梓璇, 谭强飞, 等. 草菇组织分离继代中菌种退化对相关酶活力的影响[J]. *食品与发酵工业*, 2021, **47**(8): 1–5.
WANG Qiaoli, KONG Zixuan, TAN Qiangfei, *et al.* Effects of strain degradation on the activities of related enzymes in tissue separation and subculture of *Volvariella volvacea* [J]. *Food and Fermentation Industries*, 2021, **47**(8): 1–5.
- [7] 张丹, 朱秋瑾, 谭琦, 等. 原生质体再生技术复壮金针菇退化菌株的研究[J]. *上海农业学报*, 2023, **39**(3): 10–16.
ZHANG Dan, ZHU Qiujin, TAN Qi, *et al.* Study on rejuvenating degenerated strain of *Flammulina filiformis* by protoplast regeneration technology [J]. *Acta Agriculturae Shanghai*, 2023, **39**(3): 10–16.
- [8] 崔晓, 丛倩倩, 王庆武. 原生质体再生法复壮秀珍菇菌株初探[J]. *食用菌*, 2021, **43**(2): 21–23, 26.
CUI Xiao, CONG Qianqian, WANG Qingwu. Preliminary study on rejuvenation of *Pleurotus vulgaris* strain by protoplast regeneration [J]. *Edible Fungi*, 2021, **43**(2): 21–23, 26.
- [9] SZABADOS L, SAVOURÉ A. Proline: a multifunctional amino acid [J]. *Trends in Plant Science*, 2010, **15**(2): 89–97.
- [10] 马元伟, 王荣, 高强, 等. 外源氨基酸的添加对恢复或预防丝状真菌退化的研究[J]. *生物学杂志*, 2017, **34**(2): 108–111.
MA Yuanwei, WANG Rong, GAO Qiang, *et al.* Rejuvenation and preventing degradation of filamentous fungi by adding exogenous amino acids [J]. *Journal of Biology*, 2017, **34**(2): 108–111.
- [11] 孔梓璇, 王巧莉, 程志虹, 等. 外源氨基酸对草菇退化菌种复壮的影响[J]. *食品与发酵工业*, 2021, **47**(20): 30–36.
KONG Zixuan, WANG Qiaoli, CHENG Zhihong, *et al.* Effect of exogenous amino acids on the rejuvenation of degraded strains of *Volvariella volvacea* [J]. *Food and Fermentation Industries*, 2021, **47**(20): 30–36.
- [12] 常婷婷, 赵妍, 杨焕玲, 等. 香菇复配氨基酸培养基优化及其对香菇菌丝生长生理的影响[J]. *微生物学通报*, 2022, **49**(2): 545–555.
CHANG Tingting, ZHAO Yan, YANG Huanling, *et al.* Optimization of compound amino acid medium for *Lentinula edodes* and the effect on mycelial growth and physiology [J]. *Microbiology China*, 2022, **49**(2): 545–555.
- [13] 陈长兰, 孟程程, 佟丽, 等. 不同种类氨基酸对蛹虫草菌丝体生长和虫草素含量的影响[J]. *食品科学*, 2012, **33**(23): 236–239.
CHEN Changlan, MENG Chengcheng, TONG Li, *et al.* Effects of different kinds of amino acids on mycelial growth and cordycepin content in *Cordyceps militaris* [J]. *Food Science*, 2012, **33**(23): 236–239.
- [14] 安学明, 陈超, 刘小霞, 等. 草菇继代培养中菌种退化对子实体营养成分的影响[J]. *菌物学报*, 2020, **39**(2): 390–397.
AN Xueming, CHEN Chao, LIU Xiaoxia, *et al.* Effects of degeneration of cultivated strains on fruiting body nutrients of *Volvariella volvacea* during subculture [J]. *Mycosystema*, 2020, **39**(2): 390–397.
- [15] 叶丽云, 林强, 刘梅, 等. 钙离子和水杨酸诱导灵芝多糖和三萜的合成[J]. *菌物学报*, 2017, **36**(2): 220–228.
YE Liyun, LIN Qiang, LIU Mei, *et al.* The synthesis of polysaccharides and triterpenoids of *Ganoderma lingzhi* induced by calcium ion and salicylic acid [J]. *Mycosystema*, 2017, **36**(2): 220–228.
- [16] 张川, 王亚晨, 崔守尧, 等. 耐裂果与易裂果番茄果实发育过程中果实组织衰老与裂果的关系[J]. *南京农业大学学报*, 2016, **39**(4): 534–542.
ZHANG Chuan, WANG Yachen, CUI Shouyao, *et al.* The relationship between fruit tissue senescence and fruit cracking in cracking-resistant and susceptible tomato during fruit ripening [J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2016, **39**(4): 534–542.
- [17] 刘欣芊, 倪焱, 吴结宜, 等. 巨大口蘑和双孢蘑菇低温贮藏期间褐变差异机制研究[J]. *食品科技*, 2024, **49**(9): 19–26.
LIU Xinqian, NI Yan, WU Jieyi, *et al.* Difference mechanism of postharvest browning between *Macrocybe gigantea* and *Agaricus bisporus* [J]. *Food Science and Technology*, 2024, **49**(9): 19–26.
- [18] 王杰, 王金梅, 刘慧, 等. 基于网络药理学探究双孢菇的肝脏保护作用[J]. *食品科学*, 2025, **46**(2): 126–137.
WANG Jie, WANG Jinmei, LIU Hui, *et al.* Exploring the hepatoprotective effect of *Agaricus bisporus* based on network pharmacology [J]. *Food Science*, 2025, **46**(2): 126–137.
- [19] 邹优花, 翟梦杰, 连玲丹, 等. 比较不同包装膜对白灵菇的保鲜效果[J]. *现代食品科技*, 2024, **40**(4): 133–141.
ZOU Youhua, ZHAI Mengjie, LIAN Lingdan, *et al.* Comparison of the preservation effects of different packaging films on white mushroom [J]. *Modern Food Science and Technology*, 2024, **40**(4): 133–141.

- [20] 田甜, 姚澜, 范冬雨, 等. 金针菇退化菌丝的生理生化特征[J]. 微生物学通报, 2021, **48**(10): 3603–3611.
TIAN Tian, YAO Lan, FAN Dongyu, *et al.* Physiological and biochemical characteristics of degenerate mycelium of *Flammulina filiformis* [J]. *Microbiology China*, 2021, **48**(10): 3603–3611.
- [21] WANG Xin, LI Xiu'e, QIU Wenxu, *et al.* Effects of mating-type ratio imbalance on the degeneration of *Cordyceps militaris* subculture and preventative measures[J/OL]. *PeerJ*, 2024, **12**: e17648 [2025-3-15]. DOI: [10.7717/peerj.17648](https://doi.org/10.7717/peerj.17648).
- [22] 许修宏, 盛思远, 朱海峰, 等. 添加物对木耳液体菌种老化的影响[J]. 东北农业大学学报, 2019, **50**(9): 19–27.
XU Xiuhong, SHENG Siyuan, ZHU Haifeng, *et al.* Effect of additives on aging of liquid spawn of *Auricularia auricula* [J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2019, **50**(9): 19–27.
- [23] 王静, 张凡红, 孙万合, 等. 5种矿质元素对草菇菌丝生长和活性氧清除能力的影响[J]. 微生物学通报, 2023, **50**(9): 4010–4020.
WANG Jing, ZHANG Fanhong, SUN Wanhe, *et al.* Effects of five mineral elements on mycelial growth and active oxygen scavenging ability of *Volvariella volvacea* [J]. *Microbiology China*, 2023, **50**(9): 4010–4020.
- [24] 张凡红, 王静, 孙万合, 等. 外源丝氨酸对草菇退化菌株生产性状和营养成分的影响[J]. 食品与发酵工业, 2023, **49**(22): 71–77.
ZHANG Fanhong, WANG Jing, SUN Wanhe, *et al.* Effect of exogenous serine on the productive traits and nutritional composition of degenerated strains of *Volvariella volvacea* [J]. *Food and Fermentation Industries*, 2023, **49**(22): 71–77.
- [25] CHEN Xiao, ZHANG Zheng, LIU Xiaoxia, *et al.* Characteristics analysis reveals the progress of *Volvariella volvacea* mycelium subculture degeneration[J/OL]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, **10**: 2045 [2025-03-15]. DOI: [10.3389/fmicb.2019.02045](https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02045).
- [26] SONG Xinling, LIU Zhonghai, ZHANG Jianjun, *et al.* Antioxidative and hepatoprotective effects of enzymatic and acidic-hydrolysis of *Pleurotus geesteranus* mycelium polysaccharides on alcoholic liver diseases [J]. *Carbohydrate Polymers*, 2018, **201**: 75–86.
- [27] 王舰, 江铨津, 黄镇宇, 等. 食用菌菌丝体的营养品质及其在肉制品中的应用[J]. 食品安全质量检测学报, 2023, **14**(12): 80–90.
WANG Jian, JIANG Quanjin, HUANG Zhenyu, *et al.* Nutritional quality of mycelium of edible mushrooms and its application in meat products [J]. *Journal of Food Safety & Quality*, 2023, **14**(12): 80–90.
- [28] LUO Li, WU Xingyun, FAN Jiawu, *et al.* FBXO7 ubiquitinates PRMT1 to suppress serine synthesis and tumor growth in hepatocellular carcinoma[J/OL]. *Nature Communications*, 2024, **15**: 4790 [2025-03-15]. DOI: [10.1038/s41467-024-49087-2](https://doi.org/10.1038/s41467-024-49087-2).
- [29] LI Lin, PISCHETSRIEDER M, ST LEGER R J, *et al.* Associated links among mtDNA glycation, oxidative stress and colony sectorization in *Metarhizium anisopliae* [J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2008, **45**(9): 1300–1306.
- [30] 陈代良, 陈杭君, 刘瑞玲, 等. 振动胁迫对双孢菇褐变与抗氧化能力的影响[J]. 农业工程学报, 2021, **37**(17): 258–265.
CHEN Dailiang, CHEN Hangjun, LIU Ruiling, *et al.* Effects of vibration stress on the browning and antioxidant capacity of *Agaricus bisporus* [J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2021, **37**(17): 258–265.
- [31] CHEN H Y, JANG S, JINN T R, *et al.* Oxygen radical-mediated oxidation reactions of an alanine peptide motif-density functional theory and transition state theory study[J/OL]. *Chemistry Central Journal*, 2012, **6**(1): 33 [2025-03-15]. DOI: [10.1186/1752-153X-6-33](https://doi.org/10.1186/1752-153X-6-33).
- [32] DIEHL F F, LEWIS C A, FISKE B P, *et al.* Cellular redox state constrains serine synthesis and nucleotide production to impact cell proliferation [J]. *Nature Metabolism*, 2019, **1**(9): 861–867.
- [33] WANG Kui, LUO Li, FU Shuyue, *et al.* PHGDH arginine methylation by PRMT1 promotes serine synthesis and represents a therapeutic vulnerability in hepatocellular carcinoma[J/OL]. *Nature Communications*, 2023, **14**: 1011 [2025-03-15]. DOI: [10.1038/s41467-023-36708-5](https://doi.org/10.1038/s41467-023-36708-5).